

УДК 591.481.1:590.4

Я. А. Омельковец

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОЛОВНОГО МОЗГА НЕКОТОРЫХ НАСЕКОМОЯДНЫХ И РУКОКРЫЛЫХ

Настоящее сообщение является частью работы по сравнительному микро- и макроморфологическому изучению мозга насекомоядных и рукокрылых. Литературные данные в этом отношении разноречивы: от отождествления мозга *Insectivora* и *Chiroptera* (как одного из наиболее примитивных среди млекопитающих) до заметных различий в его строении. Имеются данные и о различиях по ряду признаков в организации мозга различных представителей рукокрылых, особенно *Mega-* и *Microchiroptera* (Stepha, Pirlot, Schneider, 1974). Одной из задач исследования является попытка проникнуть в сущность различий и сходств гомологичных структур мозга насекомоядных и рукокрылых, определить особенности организации, которые могли быть приобретены рукокрылыми в процессе освоения воздушной среды, эколокации. Кроме того, в настоящем исследовании предпринята попытка оценки различных методик исследования с целью наиболее полного сравнения мозга исследуемых животных.

Материал и методика. Исследован мозг 3 ежей (*Erinaceus europaeus*), 3 бурозубок (*Sorex araneus*), 6 рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) и 3 больших подковоносов (*Rhinolophus ferrumequinum*); фиксация — 5 %-ный формалин.

Измеряли массу тела и мозга животных. Индекс энцефализации оценивался с помощью графика функции $y = ax^*$ (Лакин, 1980).

Мозг животных различных видов, имеющий разную форму и размеры, сравнивают путем индексации двух измерений одного и того же мозга с последующим сравнением полученных индексов (Stephan, Nelson, 1981). Мы использовали две методики индексации. Первая (Schneider, 1957) основана на угловых измерениях, которые осуществлялись на проекциях мозга, выполненных с помощью МБС-9 (рис. 1, А, Б, В, Г), а также на определении индекса бокового выступа (латерального заряда) $A = (k/100) : g$ и индекса окципитального прироста (смещения) $B = (i/100) : g$, где k — перпендикулярный к отрезку G_i^* отрезок KM (рис. 1, Д); i — расстояние между точками H и i (рис. 1, Д). Несмотря на большую наглядность этого метода, он имеет некоторые недостатки, которые состоят в том, что нельзя определить, какое из двух измерений, взятых для индексации, действительно изменилось. К этому следует добавить, что при выборе опорных точек для построения углов неизбежны ошибки субъективного характера. По второй методике индексации все линейные измерения мозга (рис. 2) делились на корень кубический из объема или массы мозга (Stephan, Nelson, 1981).

Объем мозга определялся по формуле (Блинков, Глезер, 1964): $V = \frac{E \cdot S_n \cdot m}{D^3} \cdot a$, где S_n — площадь проекции среза; m — число, указывающее, какой по счету срез использовался для измерения; D — линейное увеличение проекций; a — толщина среза. Площадь проекций измеряли планиметром. Объем измерялся также с помощью воды, налитой в градуированную посуду (Фронтер, 1958 — цит. по Блинков, Глезер, 1964).

Статистическая обработка данных производилась по общепринятым методикам (Лакин, 1980).

Результаты. При сравнении большого мозга насекомоядных и рукокрылых особого внимания заслуживают окципитальный и темпоральный участки, получившие у рукокрылых прогрессивное развитие (Никитенко, 1975). Угловые измерения дают возможность оценить степень развития этих участков (Schneider, 1972).

* Длина G_i равна g .

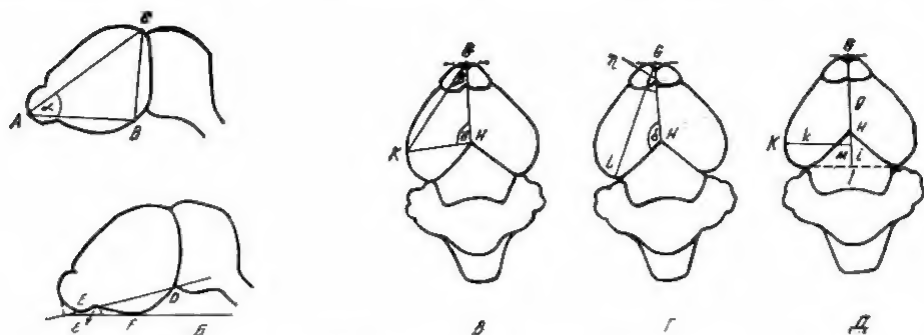


Рис. 1. Схема построения углов: А — α , отражающего меру сжатия полушарий большого мозга; Б — схема построения угла ϵ , отражающего меру формирования псевдотемпорального участка; В — схема построения углов β и γ , которые служат для определения латерального заряда; Г — схема построения углов δ и η , которые служат для определения окципитального смещения; Д — схема, отражающая соотношения индексов латерального заряда и окципитального смещения (по Schneider, 1957).

Угол α , на который оказывает влияние снижение темпорального участка, отражает видимый в латеральной проекции изгиб полушария (рис. 1, А). Этот угол имеет минимальное значение у ежа и максимальное — у вечерницы, у которой он резко отличается от такового не только у *Insectivora*, но и у большого подковоноса (табл. 1), что, очевидно, свидетельствует о более высоком развитии у последней слуховых участков коры.

Образование псевдотемпорального участка отражает угол ϵ (рис. 1, Б). Здесь мы столкнулись с трудностями в построении угла применительно к обыкновенной бурозубке. Как видно из рисунка, при его построении используется самая базальная точка латеральной проекции большого полушария мозга (F). У изученных летучих мышей она расположена в районе грушевидной доли, тогда как у бурозубки — в районе обонятельного бугорка, что говорит о сильном развитии обонятельных структур. Наибольшая величина угла ϵ наблюдается у вечерницы, а наименьшая — у ежа (табл. 1).

Выпуклость полушария в латеральном направлении (по Шнайдеру — латеральный заряд) оценивается углами β и γ (рис. 1, В). Максимальный латеральный заряд характерен для бурозубки (табл. 1). В то же время, угол γ , характеризующий смещение латерального раздела искривления в окципитальном направлении, у нее меньше, чем у других исследуемых животных. В целом же мозг вечерницы и подковоноса

Таблица 1. Угловые измерения мозга и индексы окципитального смещения и латерального заряда

Вид	n	Углы, градусы						Индексы	
		α	ϵ	β	γ	δ	η	А	Б
Обыкновенная бурозубка	3	33,3±1	18,7±1	42±1	65,3±1	113±1	19,7±1	57,3±0,88	21,7±0,66
Обыкновенный ёж	3	30,6±1	6±1	32±1	87±1	120,7±1	19,7±1	60,8±0,6	26,8±1,2
Рыжая вечерница	6	43,2±1	18,5±1	38,7±1	105,5±1	126,3±1	28,6±1	97,5±0,7	68,8±0,7
Большой подковонос	3	35,4±1	11±1	33±1	105,7±1	125±1	21±1	74,1±0,58	42,3±0,6

Примечание: А=(k 100):g; Б=(i 100):g

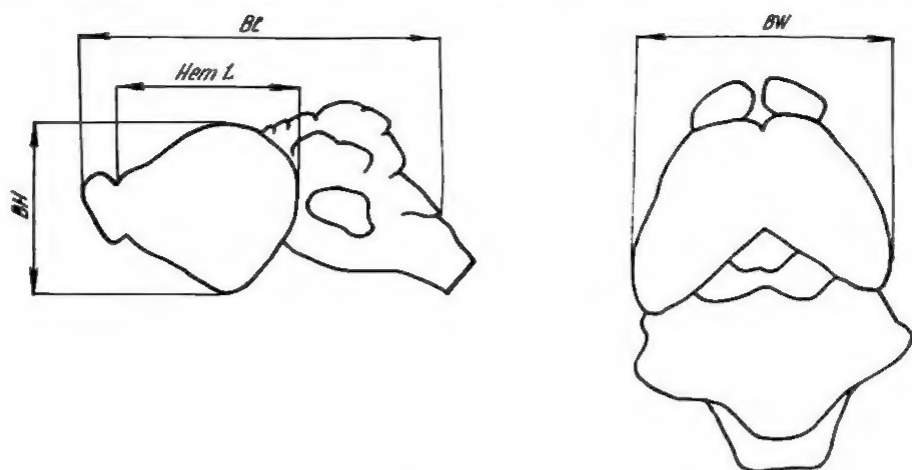


Рис. 2. Схема снятия линейных измерений на примере мозга рыжей вечерницы: *BL* — общая длина мозга; *Hem L* — длина полушарий большого мозга; *BW* — ширина двух полушарий; *BH* — высота полушарий большого мозга (по Stephan, Nelson, 1981).

отличается от мозга ежа и бурозубки высоким значением угла γ при довольно высоком значении β . Особенно наглядно в этой связи сравнение вышеназванных углов у ежа и подковоноса (табл. 1).

Окципитальное смещение оценивается с помощью углов δ и η (рис. 1, Г). Наименьшее значение угла δ отмечено у бурозубки, крыша среднего мозга у которой полностью перекрыта корой большого мозга и мозжечком. У ежа четверохолмие открыто, хотя развито намного меньше, чем у исследуемых рукокрылых. Угол имеет у него такую же величину, как у бурозубки, при значительно большей величине δ . Максимальные значения δ и η у вечерницы. Что касается подковоноса, то величины δ у него сходна с таковой у вечерницы, тогда как значение η более близко к последнему бурозубки и ежа (табл. 1).

Индексы латерального заряда и окципитального смещения (рис. 1, Д) имеют минимальное значение у бурозубки, а максимальное — у рыжей вечерницы (табл. 1). Но более интересную картину представляет отношение этих индексов — А : Б. Так, у ежа оно равно приблизительно 2,3; у бурозубки — 2,7; тогда как у вечерницы и подковоноса приблизительно 1,4 и 1,8. Это, очевидно, связано со степенью развития четверохолмия и перекрытия его корой большого мозга и мозжечком.

Поскольку абсолютные линейные измерения мозга исследуемых животных (рис. 2, табл. 2) сравнивать некорректно, были использованы относительные показатели (табл. 3, 4). Более удобным, на наш взгляд, является использование для индексации массы мозга (табл. 4), так как этот способ менее трудоемок и дает возможность обработать большее количество материала, в отличие от использования для индексации объема мозга.

Таблица 2. Линейные измерения мозга исследуемых животных

Вид	n	Линейные измерения, мм			
		BL	HemL	BW	BH
Обыкновенная бурозубка	3	9,5±0,25	6,8±0,1	8,9±0,1	5,3±0,2
Обыкновенный ёж	3	27,7±0,4	15,3±0,3	19±0,5	11,3±0,3
Рыжая вечерница	6	12,1±0,1	6±0,23	9,1±0,2	5,8±0,2
Большой подковонос	3	13,6±0,3	7,2±0,2	8,6±0,1	5,9±0,1

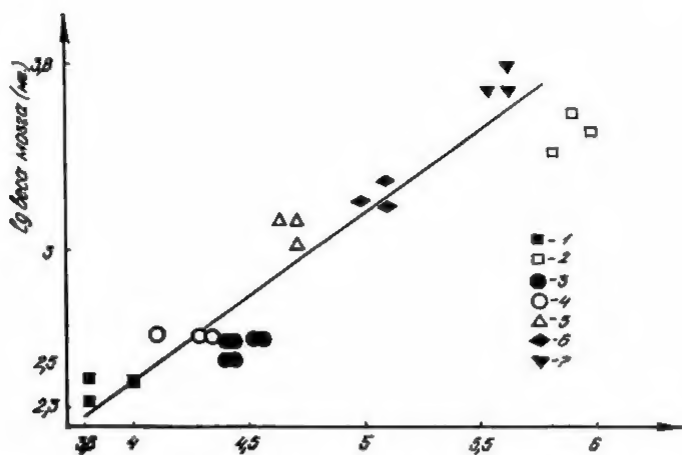


Рис. 3. График зависимости между массой тела и мозга исследуемых животных: 1 — *Sorex araneus*; 2 — *Erinaceus europaeus*; 3 — *Nyctalus noctula*; 4 — *Rhinolophus ferrumuginum*; 5 — *Nyctimene robinsoni*; 6 — *Macroderma gigas*; 7 — *Pteropus scapulatus*.

Индекс общей длины мозга (рис. 2) имеет наименьшую величину у бурозубки, достигая максимального значения у ежа и подковоноса, у которых они сходны (табл. 3, 4). У вечерницы он меньше и ближе к таковому у бурозубки. Однако причины такой слабой вытянутости мозга у этих животных разные. Это хорошо видно, если сравнить индексы длины полушарий (рис. 2). У бурозубки этот индекс имеет максимальное, а у вечерницы — минимальное значение в ряду исследуемых животных (табл. 3, 4). Следовательно, небольшая вытянутость мозга бурозубки есть следствие слабого развития мозжечка, тогда как у вечерницы она «достигается» небольшой вытянутостью полушарий и меньшим, чем у бурозубки, развитием обонятельных луковиц. У ежа и подковоноса индексы общей длины мозга почти одинаковы, но причина такого сходства отнюдь не в сходной вытянутости полушарий (табл. 3, 4). У ежа отмечается сильное развитие обонятельных луковиц, а у подковоноса — мозжечка.

Индекс ширины полушарий мозга (рис. 2) имеет наибольшую величину у бурозубки, у остальных исследуемых животных его значения достаточно близки между собой. Примечательно, что у бурозубки ширина мозга почти равна его общей длине, что выделяет ее на фоне остальных исследуемых животных (табл. 2, 3, 4). Наиболее сходны величины индексов ширины двух полушарий у ежа и вечерницы.

Что касается индекса высоты полушарий, то максимальное и минимальное его значения отмечаются, соответственно, у бурозубки и ежа (табл. 3, 4). Значения этого индекса у исследуемых рукокрылых (осо-

Т а б л и ц а 3. Относительные размеры мозга, полученные путем деления линейных измерений на корень кубический из объема мозга

Вид	Индексы			
	ВН	НemL	BW	ВН
Обыкновенная бурозубка	15,5	11,1	14,5	8,65
Обыкновенный ёж	18,8	10,4	12,9	7,7
Рыжая вечерница	17,8	8,8	13,3	8,4
Большой подковонос	18,6	11,1	12,0	8,3

бенно у подковоноса) близки к таковому бурозубки, однако, у последней полушария имеют максимальную высоту в своей ростральной части, тогда как у подковоноса — в каудальной.

Масса мозга исследуемых животных варьирует значительно больше, чем остальные показатели, что связано с изменяющимся по сезонам содержанием воды (Рисек, 1965). Соотношения между массой мозга и массой тела исследуемых животных отражены графически (рис. 3). Для построения линии регрессии привлекались литературные данные по другим видам рукокрылых*. Как видно из графика, наименьшая степень энцефализации у ежа, а наибольшая (в ряду исследуемых нами животных) у подковоноса.

Т а б л и ц а 4. Относительные размеры мозга, полученные путем деления линейных измерений на корень кубический из массы мозга

Вид	n	Индексы			
		BL	HemL	BW	BH
Обыкновенная бурозубка	3	$1,57 \pm 0,05$	$1,13 \pm 0,03$	$1,47 \pm 0,01$	$0,87 \pm 0,03$
Обыкновенный ёж	3	$1,89 \pm 0,01$	$1,05 \pm 0,02$	$1,3 \pm 0,02$	$0,78 \pm 0,01$
Рыжая вечерница	6	$1,69 \pm 0,02$	$0,85 \pm 0,05$	$1,28 \pm 0,03$	$0,81 \pm 0,03$
Большой подковонос	3	$1,89 \pm 0,02$	$1,0 \pm 0,03$	$1,19 \pm 0,006$	$0,86 \pm 0,01$

Относительная масса обонятельных луковиц (% от массы мозга) составляет у обыкновенной бурозубки 7,3, ежа — 14,8, рыжей вечерницы — 3,9, большого подковоноса — 3,2. Обонятельная луковица максимально развита у ежа, а минимально — у подковоноса. Интересно, что у бурозубки процентное соотношение массы обонятельной луковицы к массе всего головного мозга почти в 2 раза меньше, чем у ежа.

Подводя итоги, можно сказать, что, несмотря на многие черты сходства, мозг исследуемых представителей насекомоядных и рукокрылых имеет существенные различия. Обонятельная луковица у рукокрылых развита в 3—4 раза слабее, чем у насекомоядных. Для рыжей вечерницы и подковоноса характерно усиленное развитие височных областей новой коры большого мозга, тогда как у ежа и бурозубки отмечается более сильное развитие обонятельных структур древней коры. Бугры четверохолмия у исследуемых рукокрылых развиты лучше, чем у насекомоядных. У бурозубки крыша среднего мозга перекрыта корой полушарий и мозжечком, что, однако, говорит не о прогрессивном строении мозга, а лишь о более слабом, по сравнению с рукокрылыми, уровне локомоции (Edinger, 1964). Индекс энцефализации ежа намного меньше, чем у вечерницы и подковоноса, а у бурозубки сходен с таковым последних. Близкие значения отдельных индексов и углов у исследуемых животных не дают достаточных оснований для выводов об одинаковом макростроении их мозга, поскольку их сходство имеет разные причины.

Блинков С. М., Глезер И. И. Мозг человека в цифрах и таблицах. — Л.: Медицина, 1964. — 471 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.

Никитенко М. Ф. Эволюционно-экологическая классификация типов головного мозга у млекопитающих // Тр. Всесоюз. совещ. по млекопитающим. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. — С. 13—14.

Edinger T. Midbrain expanse and overlap in mammals // Amer. Zoologist. — 1964. — 4, N 1. — P. 5—19.

* Данные по массе тела и мозга *Nyctimene robinsoni*, *Macroderma gigas*, *Pteropus scapulatus* даны по Штэфану, Нельсону (Stephan, Nelson, 1981).

- Pucek M. Water content and seasonal changes of the brain-weight in shrew // Acta theriol.— 1965.— 10, N 18/26.— S. 353—367.
- Schneider R. Morphologische Untersuchungen am Gehirn der Chiroptera (Mammalia) // Abhandlungen senckend naturf. Ges.— 1957.— N 495.— 92 S.
- Schneider R. Zur quantitativen Morphologie und evolution des Feldermausgehirns // Anat. Anz.— 1972.— 130, N 3/4.— S. 332—346.
- Stephan H., Nelson J. Brain of Australian Chiroptera. I. Encephalization and macromorphology // Aust. J. Zool.— 1981.— 29, N 5.— P. 653—670.
- Stephan H., Pirlot P., Schneider R. Volumetric analysis of pteropid brains // Acta Anat.— 1974.— 87, N 2.— P. 161—192.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 04.03.92

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ГОЛОВНОГО МОЗКУ ДЕЯКИХ КОМАХОЇДНИХ ТА РУКОКРИЛИХ. Омельковець Я. А.— Вестн. зоол., 1993, № 3.— На основі порівняння кутових вимірів та відносних показників виділено відмінні макроскопічної будови мозку у деяких представників Insectivora та Chiroptera, зроблена спроба їх аналізу.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE BRAIN IN SOME, INSECTIVORANS AND CHIROPTERANS. Omelkovets Ya. A.— Vestn. zool., 1993, N 3.— Macromorphological brain differences between certain Insectivora and Chiroptera are outlined after angular dimensions and relative indices. An attempt of an analysis is given.

ЗАМЕТКИ

Герпетофауна гряды Летья (Румыния).— 27.06—1.07.1992 нами (Т. И. Котенко и А. А. Федорченко) была обследована северо-восточная часть биосферного резервата «Дельта Дуная» — участок Летья со строгим режимом охраны и прилегающие территории. На участке выявлены: болотная черепаха — *Emys orbicularis* (заходит на размножение), прыткая ящерица — *Lacerta agilis euxinica* (малочисленна), разноцветная ящурка — *Eremias arguta deserti* (редка), обыкновенный уж — *Natrix natrix* (обычен по периферии участка) и краснобрюхая жерлянка — *Bombina bombina* (единичные особи в лужах на грунтовой дороге на восточной границе участка в районе рыбных прудов). За пределами заповедного участка видовой состав рептилий и амфибий богаче, численность животных выше. Болотная черепаха многочисленна везде, где имеются водоемы (обилие следов самок и разрытых кладок яиц в окр. сел Cardon, Letea, Sfistofca, Periprava). Прыткая ящерица местами обычна на галофильных лугах вдоль дороги от с. Periprava до с. Cardon и в песчаной степи у последнего, в других биотопах наблюдались единичные особи или вид не встречен. Разноцветная ящурка обычна на песчаной гряде, тянущейся от с. Periprava до с. Sfistofca, и многочисленна на песчаной гряде Розетти между селами С. А. Rosetti и Cardon; в других местах не обнаружена. Обыкновенный уж (формы типичная и bilineata) многочислен по берегам озер и прудов у с. Periprava, на лугах вдоль западной и южной границ участка, в окр. сел. Letea, Sfistofca, Cardon. Выявлены 2 редких вида: медянка — *Coronella austriaca* (1 экз. на галофильном лугу у восточной границы заповедного участка между селами Periprava и С. А. Rosetti) и степная гадюка — *Vipera ursinii renardi* (1 экз. в песчаной степи в 1 км на северо-запад от с. Cardon). В с. С. А. Rosetti зарегистрированы зеленая жаба — *Bufo viridis* (малочисленна) и обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (многочисленна). В озерах, прудах и каналах у сел Periprava, Cardon, Letea многочисленны зеленые лягушки и краснобрюхая жерлянка (об обилии квакши — *Hyla arborea* в этот период года судить было трудно). Б. Я. Киш в рассматриваемом регионе за 3 года исследований (1987—1989) из редких пресмыкающихся встретил лишь 2 особи степной гадюки и 1 медянку. Столь низкая численность рептилий обусловлена, на наш взгляд, чрезмерным количеством скота, выпасаемого как вокруг заповедного участка, так и на его территории — Т. И. Котенко (Институт зоологии АН Украины, Киев), А. А. Федорченко (заповедник «Дунайские плавни», Вилково), Б. Я. Киш (биосферный резерват «Дельта Дуная», Тулча).